

塔克拉玛干沙漠特有灌木光合作用对生境中特殊温度、湿度及辐射变化的响应

闫海龙^{①②③}, 梁少民^{①②③}, 张希明^{①③*}, 王伟华^{①②③}, 马建兵^{①②③}, 朱军涛^{①②③}

① 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049;

③ 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300

* 联系人 E-mail: zhxm@xjb.ac.cn

2007-09-02 收稿, 2008-06-02 接受

中国科学院知识创新工程重要方向性项目(编号: KZCX3-SW-342-02)、科技部“西部开发科技行动”重大项目(编号: 2004BA901A21-1)、新疆维吾尔自治区科技攻关和重点科技项目(编号: 200633130)、新疆维吾尔自治区重大科技专项(编号: 200733144-2)和中国科学院重要方向性项目(KZCX2-YW-431-2)资助

摘要 在塔克拉玛干沙漠腹地原生生境条件下, 利用 Li-6400 光合作用系统, 对天然生特种植物种塔克拉玛干沙漠拐枣(*Calligonum taklimakanensis* B.R Pan & G.M Shen)和塔克拉玛干柽柳(*Tamarix taklamakanensis* M.T.Liu)在不同季节中的气体交换特性进行了测定与比较. 结果显示: 温度(°C)、太阳辐射(PAR)、土壤含水量(SWC)等环境因子具有明显的季节差异, 两种植物的气体交换特性在不同的生长季节也有着不同的变化. 7 月和 9 月塔克拉玛干沙漠拐枣的净光合速率日进程虽都呈明显的双峰型变化, 但 7 月峰值出现时间较早, 且最大净光合速率(P_{max})、表观量子效率(ϕ)、有效光合辐射范围都明显小于 9 月, 同时 7 月较高的蒸腾速率(T_r)也使其水分利用效率(WUE)小于 9 月. 塔克拉玛干柽柳则不同, 虽然 9 月其净光合速率的日进程已经变为单峰型, 但峰值出现的时间未变, 而且除水分利用效率有大幅提高外, 最大净光合速率、表观量子效率以及光饱和点和有效光合辐射范围都基本不变或略有降低. 相比之下, 塔克拉玛干沙漠拐枣选择在生境条件稍好的季节(9 月)进行相对高效的光合积累, 而塔克拉玛干柽柳则一直保持着相对稳定的光合效率. 两种植物在不同生长季节中气体交换特性的差异表明, 它们对沙漠特殊环境的适应策略是不同的. 此外, 9 月较高的光合积累速率和水分利用效率也表明, 两种特有荒漠灌木具有充分利用有限资源的能力和适应策略.

关键词

逆境
塔克拉玛干柽柳
塔克拉玛干沙漠拐枣
气体交换特性
适应策略

随着全球气候变化, 高温干旱、土地荒漠化、盐渍化以及生物多样性丧失等一系列环境问题的加剧, 特殊环境下的植物生理生态学特性研究已成为人们关注的热点^[1~3]. 近年来诸多学者从形态解剖、生理生化及生态适应等不同角度, 比较全面地探讨了植物对于干旱^[4~6]、盐渍^[7~9]、高温^[10~12]以及强辐射^[13~15]等特殊环境条件的生理生态响应.

植物光合作用不光是地球上最重要的化学反应, 本身也是植物对外界环境条件最灵敏的反应之一,

光合特性能够客观准确地表达植物的生长状况和所处的生长环境. 因此, 逆境胁迫条件下光合特性的响应与适应研究成为植物生理生态学研究的一个重点和热点. 大量研究发现, 植物光合特性对于逆境胁迫有着各种各样的适应方式. 在逆境胁迫下不同植物可通过增加潜在光合能力、提高水分利用效率、增加有效光合积累与合理分配光合产物、自我调节蒸腾速率与气孔开度、选择有利时间快速光合以充分利用有限资源等多种方式, 有效应对特殊环境给生长带来

的不利影响^[16-22]。因此,进一步阐明特殊生境条件下,植物的生理生态适应机制,尤其是光合气体交换特性的变化机理,将为我们有效应对环境恶化和合理利用植物资源提供理论依据,尤其是了解认识荒漠植物对特殊环境条件的生理生态适应机制问题,对深入研究干旱区生态系统的生态生理过程、生态系统安全及受损生态系统的恢复重建都有着重要的科学指导意义^[3]。

塔克拉玛干沙漠自然环境条件极为严酷,高温低湿、高辐射、多风沙,是世界著名的极端环境区域之一^[23]。然而该区域却有塔克拉玛干沙拐枣(下称:塔干沙拐枣)、塔克拉玛干怪柳(下称:塔干怪柳)和喀什牛皮消(*Cynanchum kashgaricum* Liou F.)等仅分布于此的特有植物种^[24],在长期的适应过程中,这几种植物都具备了喜光、抗大气干旱、耐高温、耐风蚀沙埋和耐盐渍环境等生物学特性,逐步进化形成了适应沙漠生存的法则——充分有效利用各种资源,以最少的消耗维持最快的生长。然而由于生存环境与资源限制等问题,这几种植物的自然繁衍过程十分困难,现存种群数量极为稀少,属于中国的珍稀特有种,尤其是塔干怪柳已经成为渐危物种并被列入国家三类保护植物的红皮书^[25],塔干沙拐枣更是近年才发现命名的一个新种^[26]。由于环境条件和实验手段的限制,人们对它们的认识至今还非常欠缺,仅有的也是停留在表面甚至是猜测探索阶段。近年来,随着全球气候变化过程的持续和塔里木盆地油气资源的大规模开发,这些天然特有植物的原生生境受到了不同程度的扰动,为了更好的保护利用这些珍稀特有植物,需要利用现代实验手段对其生理生态学特性进行深入的研究。

本研究以沙漠腹地天然生特有灌木塔干怪柳和塔干沙拐枣为对象,通过测定其气体交换特性在不同季节中对温度、辐射、土壤水分以及空气相对湿度等环境因子变化的响应,了解其光合生理生态特性,进而探寻和认识两种特有灌木对沙漠腹地特殊环境的适应机理和策略,从而为天然珍稀植物种的有效保护和可持续利用提供理论支持。

1 研究区概况

塔克拉玛干沙漠腹地自然环境条件极为严酷,年平均气温 12.4℃,极端最低气温-20.2℃,极端最高气温 45.6℃,全年 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 4621.8℃,无霜期

283 天;年均降水量 11.1 mm,年均蒸发量 3638.6 mm,年均相对湿度 29.4%,年日照时数 2571.3 h。年平均风速 $2.5\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,每年 4~8 月为风季,平均风速为 $3.2\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,最大瞬时风速达 $24\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,大风频繁^[27]。恶劣的环境条件极大地限制了自然植被的生存与繁衍,其种类和数量都极其有限,腹地非河流影响区仅有天然植物 9 科 12 种^[28]。本实验研究区位于塔克拉玛干沙漠腹地($40^{\circ}02.823'\text{N}$, $84^{\circ}18.272'\text{E}$)一丘间低地上,四周多为高大流动性复合沙丘,土壤为流动风沙土;平均地下水埋深 1.3 m,矿化度为 $5.1\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右,其中以 Cl^{-} , $\text{Na}^{+}+\text{K}^{+}$, SO_4^{2-} , HCO_3^{-} , Mg^{2+} 等盐离子含量最高;天然分布的灌木有塔克拉玛干怪柳和塔克拉玛干沙拐枣,在地势低洼处伴生有喀什牛皮消和河西菊等少量多年生草本植物。

2 材料与方法

2.1 样地与样株的选择

样地选择在沙漠腹地植被分布较为集中且地势平坦的一块丘间平地上,并于 2006 年 4 月在样地预先打好观测水井。以观测井为中心,以 30 m 为半径,面积约为 2826 m^2 的大观测样方内进行观测,在样方内随机的选取健康且长势相对一致的塔干怪柳和塔干沙拐枣各 5 株,并做好标记。

2.2 样地土壤水分状况及潜水环境参数的观测

土壤水分状况用土壤含水率表征,采用土样烘干称重法测定。用土钻在水井周围 2 m 内随机选取三点分层钻取土样,自表层开始,20 cm 为一层,直至接触地下水,共 9 层,土样取回后立即称重得土样的湿重,然后在 105°C 下烘干至恒重,待冷却后称重得土样的干重。由此计算得到每层土样的重量百分比含水率。

每次测定时利用水井记录地下潜水水位变化情况并采集水样带回实验室进行盐碱度、矿化度、硬度以及水溶性盐离子含量等水质分析。

2.3 植物气体交换参数的测定

由于塔克拉玛干沙漠四季气候变化明显,因此结合植物生长周期,选择风沙较少,温度和湿度及辐射强度差异明显的夏季(7 月)和秋季(9 月)进行实验测定。每次测定时分别在各样株上标记固定当年生新枝上部向阳方向的成熟叶片或同化枝,利用 Li-6400 光合作用系统(LI-COR, Lincoln, USA),在晴朗无风

的典型天气条件下对其进行气体交换特性的活体测定.

(i) 日变化测定. 分别在 2006 年 7 月中旬和 9 月下旬各选择天气晴好的一天, 利用上下均透明的 $2\text{ cm} \times 6\text{ cm}$ 标准叶室, 在北京时间 08:00~20:00 期间每隔两小时进行一次活体观测, 记录植物的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度等气体交换的生理指标; 同时记录光合有效辐射、气温、叶温、空气湿度、 CO_2 浓度等微气象参数, 每次测定同种植物重复 5 株.

(ii) 光响应曲线测定. 测定光响应曲线时, 使用 $2\text{ cm} \times 3\text{ cm}$ 红蓝光源叶室, 并依据沙漠腹地高温高辐射的环境气候特点, 设置恒定温度为 30°C , 参比室 CO_2 浓度以环境 CO_2 浓度为准, 但要保证变化范围不超过一天的正常波动. 光强从 $2000 \sim 0\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 分 11 个梯度逐渐降低; 测定时设定最大、最小等待平衡时间及最大允许的偏差范围, 然后由仪器的自动观测程序读取记录各项数据, 每种植物重复 3 次.

光响应曲线的相关参数利用非直角双曲线模型^[29]和 P_n 与 PAR 拟合的二次方程求导^[30]计算

$$P_n = \frac{\phi \cdot \text{PAR} + P_{\max} - \sqrt{\{(\phi \cdot \text{PAR} + P_{\max})^2 - 4K \cdot \phi \cdot \text{PAR} P_{\max}\}}}{2k} - R_{\text{day}},$$

式中, P_n : 净光合速率; ϕ : 表观量子效率; $P_{\max}$: 最大光合速率; K : 曲角; R_{day} : 暗呼吸速率; PAR : 光合有效辐射.

即利用模型先逐步回归, 计算得出最大净光合速率($P_{\max}$)、表观量子效率(ϕ)、曲角(K)等模型参数, 然后求出光合有效辐射在 $200\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 以下时净光合速率变化的直线方程, 其与 X 轴的交点即为光补偿点; 然后利用 P_n 与 PAR 拟合的二次方程求导得到光饱和点^[30].

2.4 叶面积测定

塔干怪柳和塔干沙拐枣的测定部位均为形状不规则的同化器官, 但因其气孔是均匀分布在表面, 所以测定时尽量将其平铺于叶室内, 避免相互遮挡, 以

便发散光能够充满整个叶室, 让暴露于叶室中的叶表面均能同等地接受光照, 从而所有小叶或同化枝的表面积总和可被视为光合有效面积^[19]. 然后在当天的实验结束之后, 将固定观测的叶片或同化枝剪下, 利用扫描仪扫描后再经面积分析软件 Delta-T Scan(Cambridge, UK)计算实际的叶表面积, 最后按照实际的光合有效面积回算得出实际的各项生理指标参数.

所有数据经 Microsoft office Excel 处理后利用 SPSS13.0 for windows 进行统计分析.

3 结果分析

3.1 不同生长季节的样地环境因子变化

不同季节潜水水位、水质的观测结果表明: 9 月除总碱度略有上升外, 其余各项指标与 7 月相比均稍有下降, 总体来说潜水水位和水质基本没有发生变化(表 1); 但 $0 \sim 160\text{ cm}$ 各土层内的土壤含水量却有明显的变化, 如图 1 所示, 从地表以下 20 cm 开始, 各层次土壤含水量均是 9 月高于 7 月, 经 t 检验, 差异达到了极显著的水平($t = -4.91, P = 0.001$).

同期生境气象要素观测显示: 在 08:00~20:00 的观测时段内, 7 月和 9 月的气温、相对湿度和辐射强度等环境因子的观测日极值分别达到了 46.6°C , 38.8°C , 5.81% , 6.31% 和 $1985\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, $1813\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, 平均值也分别达到了 38.8°C , 31.1°C , 12.3% , 14.1% 和 $1289\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, $1053\text{ }\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ (图 2). 因此在夏秋两季, 沙漠腹地均表现出明显的高温低湿和高辐射的气候特点, 但 7 月的生存环境更为严酷. 经差异显著性分析表明, 不同季节中除相对湿度变化无显著差异外($t = -1.106, P = 0.311$), 辐射强度达到了显著水平($t = 2.674, P = 0.037$), 温度的季节差异则达到了极显著的水平($t = 8.451, P < 0.001$). 此外环境 CO_2 浓度在不同的季节也有极显著的差异($t = -10.2, P < 0.001$).

3.2 不同生长季节中植物气体交换特性的变化

两种植物气体交换日变化过程的测定结果表明,

表 1 样地潜水水位及水质在不同生长季节的变化情况

	水位/m	总碱度/ $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$	总硬度/ $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$	矿化度/ $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$	全盐/ $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$	主要盐离子含量/ $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$				
						Cl^-	$\text{Na}^+ + \text{K}^+$	SO_4^{2-}	HCO_3^-	Mg^{2+}
7 月	1.28	3.24	18.99	5.19	5.05	1.956	1.463	1.164	0.198	0.178
9 月	1.31	3.64	17.94	5.08	4.90	1.881	1.425	1.117	0.222	0.170

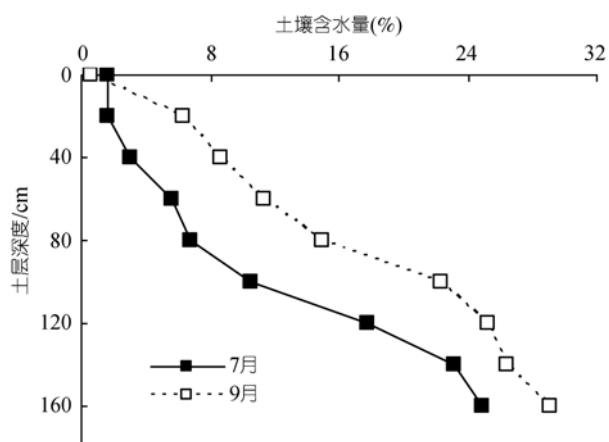


图1 样地土壤含水量不同生长季节的变化情况

塔干沙拐枣在不同月份里均具有较高的净光合速率,并均有明显的“光合午休”现象,即在 14:00 左右净光合速率显著下降,呈现双峰型变化。但不同的季节里第一个峰值出现时间却不相同,7月出现在 10:00,而9月则后移至 12:00;与塔干沙拐枣相比,塔干柽柳仅在7月表现出微弱的双峰型变化,且午休前的峰值出现在 12:00 左右,9月则从 10:00~18:00 一直维持着一个相对稳定的净光合速率(图 3(a))。不同季节两种灌木的气孔导度的开放程度均在 10:00~12:00 间最大,但与塔干柽柳净光合速率明显小于塔干沙拐枣不同的是:其气孔开放程度在夏秋两季都显著大于塔干沙拐枣(图 3(b))。

图 3(c)中显示,两种植物 7 月蒸腾速率明显高于 9 月,而且出现的峰值也都是 7 月(16:00)晚于 9 月(14:00),且塔干柽柳的蒸腾速率在日过程的各时段上几乎都大于塔干沙拐枣,尤其是在 7 月。胞间 CO_2 浓度的日变化过程差别也非常明显,与清晨和傍晚

其气孔开放程度最小的情况(图 3(b))相对应,两种植物也是在清晨和傍晚时其胞间 CO_2 浓度最大,其余时间相对变化平稳;但是在 10:00~18:00 的时段内,塔干柽柳的胞间 CO_2 浓度要远高于塔干沙拐枣(图 3(d))。

3.3 不同生长季中光合作用能力的比较

利用非直角双曲线模型对两种植物光响应曲线进行计算分析,结果显示两种植物的潜在光合作用能力在不同的生长季中变化各不相同,塔干柽柳的最大净光合速率($P_{\max}$)和表观量子效率(ϕ)的季节差异幅度不大,9月仅比7月略有升高;而塔干沙拐枣则是大幅增加,最大净光合速率从 $10.78 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$ 增至 $17.53 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$,表观量子效率也从 0.013 增至 0.023(表 2),表明 9 月塔干沙拐枣的光合作用能力开始大幅提高;而塔干柽柳则基本保持不变。相同的变化趋势也表现在其光合饱和点和光补偿点上,塔干沙拐枣的光补偿点从 7 月的 $120.9 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$ 下降到 9 月的 $77.5 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$,光饱和点则从 7 月的 $1410.6 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$ 上升到 $1796.1 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$,光饱和点增幅达到了 $385.5 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$;而塔干柽柳的光饱和点则是降低了 $413.4 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1} (\text{CO}_2)$,两种植物的光利用能力表现出明显的差异,但在 9 月两者的光补偿点都有比较明显的下降,弱光的利用能力均有增加。

3.4 不同生长季节水分利用效率变化比较

水分利用效率(WUE)在不同生长季节也有变化,塔干沙拐枣的日平均和日最大水分利用效率都远远高于塔干柽柳(表 3),表明塔干沙拐枣的光合碳同化积累能力明显强于相同生境下的塔干柽柳。对同种

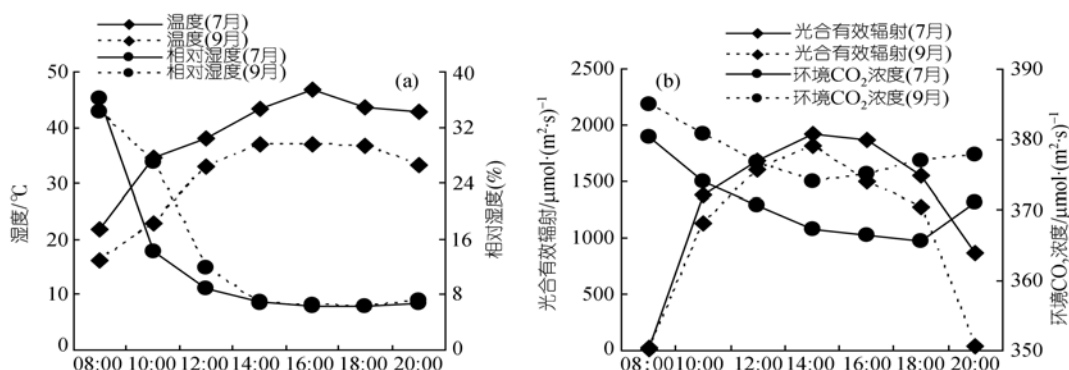


图2 样地环境因子在不同生长季节的变化

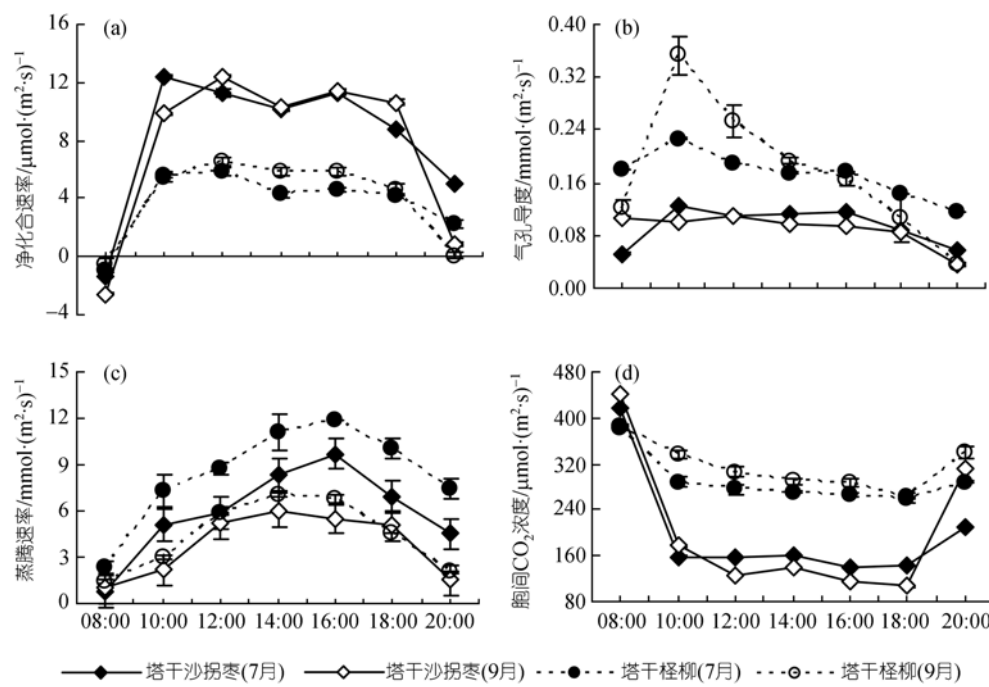


图 3 不同生长季节两种植物光合作用参数的变化

表 2 不同生长季节两种植物最大净光合速率($P_{\max}$)、曲角(K)、表观量子效率(ϕ)和光下呼吸速率(R_{ady})以及光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)的变化^{a)}

植物种类	塔干桤柳		塔干沙拐枣	
	7 月	9 月	7 月	9 月
$P_{\max}/\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$	10.17	10.45	10.78	17.53
K	0.52	0.81	0.94	0.68
ϕ	0.016	0.018	0.013	0.023
$R_{\text{ady}}/\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$	1.83	1.58	1.69	1.68
$LCP/\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$	124.6	89.7	120.9	77.5
$LSP/\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$	1761.8	1348.4	1410.6	1796.1

a) 经方差分析, 塔干沙拐枣 7 月和 9 月光曲线与模型方程的相关系数均为 $R^2 = 0.998$, 塔干桤柳 7 月 $R^2 = 0.998$, 9 月 $R^2 = 0.996$

表 3 不同生长季节两种植物 WUE 的比较

植物种类	平均 $WUE/\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$		最大 $WUE/\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$	
	7 月	9 月	7 月	9 月
塔干桤柳	0.49	0.94	0.78	1.81
塔干沙拐枣	1.52	2.23	2.44	4.56

植物来说, 9 月与 7 月相比, 平均水分利用效率沙拐枣增加了 46.7%, 桤柳增加了 91.8%; 而最大水分利用效率则分别增加了 86.9%和 132.1%, 这一结果也显示出随着环境条件季节性变化的发生, 两种植物在 9 月都加快了有效的光合积累。

4 结论与讨论

作为塔克拉玛干沙漠特有的灌木, 塔干桤柳和塔干沙拐枣都具备对沙漠特殊环境极强的适应能力^[28], 尤其是 7 月环境条件最严酷时, 都能有效地维持正常生长; 但通过对其气体交换特性的测定研究

发现,两种植物对于特殊环境条件的适应策略却是不同的。

4.1 气体交换对特殊环境条件的响应

通常认为 C_4 植物更多的分布在高温干旱地区,因为其能够更好的适应这种环境条件^[31],但沙拐枣作为典型 C_4 荒漠植物^[32],在本研究中对沙漠特殊环境条件变化的响应却比塔干桤柳更加敏感。如在环境条件更为严酷的7月,塔干沙拐枣的选择是有效维持生长的应对方式,通过降低生长速度和明显的“光合午休”来抵御特殊环境尤其是正午高温低湿及强辐射的胁迫,利用 Berry 等人^[33]的判别方法计算其气孔限制值(L_s),结果显示光合午休期间其气孔限制值(L_s)降低的同时胞间 CO_2 浓度(C_i)是升高的,因此可认为午休是非气孔限制因素所导致的^[34],也就是说极端的环境条件已经影响了叶肉细胞的光合活性,降低了植物的光合碳同化能力;因此其最大净光合速率及表观量子效率等都明显低于苏培玺等人^[32]和邓雄等人^[35]在其他区域对沙拐枣类植物的研究结果。

就蒸腾作用的变化来说,虽然沙拐枣一般被认为是高光合低蒸腾型荒漠植物^[35],但在本研究的观测中,它却始终具有较高的蒸腾速率,这虽然在一定程度上限制了沙拐枣光合产物的积累,这很可能是塔干沙拐枣因长期适应所形成的一种主动抵御特殊环境的必要策略。龚吉蕊等人^[6]研究也认为并非所有旱生荒漠植物都具有低蒸腾特性,尤其是沙拐枣,在高温低湿的环境条件下通常具有较高的蒸腾速率。

作为 C_3 光合途径的植物,塔干桤柳的净光合速率明显的低于塔干沙拐枣。但是它对于环境的敏感程度却要比塔干沙拐枣小的多,不仅是在净光合速率日进程中只表现出微弱的双峰变化,而且7月其表观量子利用效率也一直保持较高的水平,表明塔干桤柳在7月的特殊环境下依然有着较强的 CO_2 同化的能力,可是其光合有效积累却非常低。日平均水分利用效率仅为 $0.49 \mu mol(CO_2) \cdot mmol^{-1}(H_2O)$ (表3),这是因为由于应对沙漠高温低湿的气候条件,塔干桤柳选择了利用高蒸腾速率(图3)来抵御的方式。光合午休时表现出 L_s 升高的同时 C_i 下降的现象,说明正午的环境因子并没有影响到其内部细胞的光合活性。塔干桤柳仅是通过调节气孔开合和大量的蒸腾来抵御高温低湿的影响,因此它对于沙漠腹地特殊环境的耐受能力更强,这也是塔干桤柳能成为塔克

拉玛干沙漠分布最广的天然生植物^[28]的重要原因之一。

4.2 潜在光合作用能力对特殊环境条件变化的适应

此外两种植物对于特殊环境的响应还表现在其潜在光合作用能力的变化上。很多关于荒漠区植物光合作用能力的研究表明,虽然7、8月一般是植物生长的高峰期,但因受干旱等环境因子胁迫的影响,光合作用会低于生长成熟(晚)期的9月底^[35-37]。本研究中两种植物也表现出类似的现象,而且与其他地区相比,塔克拉玛干沙漠腹地的环境条件更为严酷,植物的光合积累完全有可能受到更多环境因素的影响和抑制。因为与7月相比,当9月环境条件明显改善时(图2),塔干沙拐枣的潜在光合作用能力大幅回升(图3,表2),这与同为 C_4 植物的梭梭一样,在环境胁迫条件下光合作用的高峰期会后移^[36]。由此也表明塔干沙拐枣和大多数荒漠植物一样具有避开恶劣环境,充分利用有限资源进行物质积累的特性。

与塔干沙拐枣相比,由于7月环境条件对其光合作用的影响本就相对较小,因此在9月环境条件好转的情况下,塔干桤柳除蒸腾速率有所降低,水分利用效率大幅提高之外,其他如最大净光合速率、表观量子利用效率和光合有效辐射范围等并没有增加,甚至略有下降,表明塔干桤柳至少在7~9月这段生长季内一直保持着较为稳定的光合作用能力;该时段内环境条件的改变对其生长并没明显的影响,这也从另一方面反映了塔干桤柳对于特殊环境的超强适应能力。

4.3 水分利用效率对特殊环境的响应

很多研究认为,荒漠植物会具有较高的水分利用效率,尤其是在水分亏缺时以保证水分的有效利用和抵御干旱胁迫^[1,4,38],但事实上,荒漠植物为了抵御高温对叶片的灼伤,往往通过很高的蒸腾速率来降低叶片温度^[20,39]。刘家琼等人^[40]认为,只有多浆旱生植物才会保持低蒸腾,而有的少浆旱生植物的蒸腾甚至超过中生植物,且旱生植物仅在干旱时期保持低蒸腾,以节约用水。在本研究中,塔干沙拐枣与塔干桤柳的水分利用效率与其他荒漠区植物的相关研究结果相比都要低一些^[35,36,41],这是因为在整个生长季中,两种植物始终保持着较高的蒸腾速率,需要依靠大量的水分蒸腾来抵御高温对其叶片的伤害。

不同的是虽然塔干桤柳耐受特殊环境的能力更强,但是由于光合碳同化途径的不同,以及植物本身蒸腾特性的差异,塔干沙拐枣的水分利用效率始终高于塔干桤柳;不过当环境条件好转时塔干桤柳水分利用效率提高的程度更大,这也充分说明环境因素的变化除对植物光合作用能力有显著的影响外,对植物的水分消耗和水分利用能力也有着很大的作用.这种作用也从另一个侧面反映了在目前的生长条件

下,虽然夏秋两季的土壤含水量存在显著差异,但这种差异并未影响到植物蒸腾耗水的需要;尤其是在夏季,这两种灌木反而可以一直维持更高的蒸腾水平,说明在天然植被分布区内,地下水和土壤水分完全能够满足植物生长的需要,尚不存在水分亏缺或者是干旱胁迫,这也是为什么在塔克拉玛干沙漠腹地如此严酷的环境条件下依然能有天然植被生存繁衍的最重要原因.

参考文献

- 1 Casper B B, Forseth I N, Wait D A. A stage-based study of drought response in *Cryptantha flava* (Boraginaceae): Gas exchange, water use efficiency, and whole plant performance. *Am J Bot*, 2006, 93(7): 978—987
- 2 Dwyer S A, Ghannoum O, Nicotra A, et al. High temperature acclimation of C_4 photosynthesis is linked to changes in photosynthetic biochemistry. *Plant Cell Environ*, 2007, 30(1): 53—66
- 3 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 514—519
- 4 Rouhi V, Samson R, Lemeur R, et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environ Exp Bot*, 2007, 59(2): 117—129
- 5 庄丽, 陈亚宁. 塔里木河下游干旱胁迫条件下桤柳生理代谢的响应. *科学通报*, 2006, 51(4): 442—447
- 6 龚吉蕊, 赵爱芬, 张新时. 多浆荒漠植物与中生植物对干旱胁迫反应的比较研究. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 41(2): 194—198
- 7 Tuna A L, Kaya C, Ashraf M, et al. The effects of calcium sulphate on growth, membrane stability and nutrient uptake of tomato plants grown under salt stress. *Environ Exp Bot*, 2007, 59(2): 173—178
- 8 Tezara W, Martinez D, Rengifo E, et al. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Ann Bot*, 2003, 92(6): 757—765
- 9 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. *生态学报*, 2006, 26(1): 122—129
- 10 Aranjuelo I, Irigoyen J J, Sanchez-Diaz M. Effect of elevated temperature and water availability on CO_2 exchange and nitrogen fixation of *nodulated alfalfa* plants. *Environ Exp Bot*, 2007, 59(2): 99—108
- 11 李建贵, 黄俊华, 王强, 等. 梭梭叶内激素与渗透调节物质对高温胁迫的响应. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2005, 29(6): 45—48
- 12 Taub D R, Seemann J R, Coleman J S. Growth in elevated CO_2 protects photosynthesis against high-temperature damage. *Plant Cell Environ*, 2000, 23(6): 649—656
- 13 St Clair S B, Lynch J P. Differences in the success of *sugar maple* and red maple seedlings on acid soils are influenced by nutrient dynamics and light environment. *Plant Cell Environ*, 2005, 28(7): 874—885
- 14 Zhang S R, Ma K P, Chen L Z. Photosynthetic Gas Exchange and Leaflet Movement of *Robinia pseudoacacia* in Relation to Changing Light Environments. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(7): 858—863
- 15 蒋高明, 朱桂杰. 高温强光环境条件下 3 种沙地灌木的光合生理特点. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 526—531
- 16 Otieno D O, Schmidt M W, Adiku S, et al. Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. *Tree Physiology*, 2005, 25(3): 361—371
- 17 牛书丽, 蒋高明. 雷高朋, 等. 内蒙古浑善达克沙地 97 种植物的光合生理特征. *植物生态学报*, 2003, 27(3): 318—324
- 18 Bloch D, Hoffmann C M, Marlander B. Impact of water supply on photosynthesis, water use and carbon isotope discrimination of sugar beet genotypes. *European J Agronomy*, 2006, 24(3): 218—225
- 19 许皓, 李彦. 3 种荒漠灌木的用水策略及相关的叶片生理表现. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1309—1316
- 20 闫海龙, 张希明, 许皓, 等. 塔里木沙漠公路防护林植物沙拐枣气体交换特性对干旱胁迫的响应. *中国沙漠*, 2007, 27(3): 460—465

- 21 李伟, 曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 西北植物学报, 2006, 26(2): 266—275
- 22 Barth C, Krause G H, Winter K. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. Plant Cell Environ, 2001, 24(2): 163—176
- 23 Stefan K A, Christina A, Andrea F, et al. Contrasting patterns of leaf solute accumulation and salt adaptation in four phreatophytic desert plants in a hyperarid desert with saline groundwater. J Arid Environ, 2004, 59: 259—270
- 24 胡玉昆, 潘伯荣. 塔克拉玛干沙漠公路沿线植被及特点. 干旱区研究, 1996, 13(4): 9—14
- 25 傅立国. 中国植物红皮书(第一册). 北京: 科学出版社, 1992
- 26 潘伯荣, 沈观冕. 新疆沙拐枣属的特有成分与新种记录. 见: 中国植物学年会七十周年论文摘要汇编. 北京: 高等教育出版社, 2003. 51
- 27 周智彬, 徐新文. 塔克拉玛干沙漠腹地植物引种实验. 干旱区研究, 2004, 21(4): 363—368
- 28 何兴东. 塔克拉玛干沙漠腹地天然植被调查研究. 中国沙漠, 1997, 17(2): 144—148
- 29 Walker D A. Automated measurement of leaf photosynthetic O_2 evolution as a function of photon flux density. Philosophical Transactions of the Royal Society London B, 1989, 323: 313—326
- 30 Su P X, Chen G D, Yan Q D, et al. Photosynthetic regulation of C_4 desert plant *Haloxylon ammodendron* under drought stress. Plant Growth Regulation, 2007, 51: 139—147
- 31 蒋高明, 常杰, 高玉葆, 等. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004
- 32 苏培玺, 安黎哲, 马瑞君, 等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣的花环结构及 C_4 光合特征. 植物生态学报, 2005, 29(1): 1—7
- 33 Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee N Y, ed. Photosynthesis Vol. II. New York: Academic Press, 1982. 263—343
- 34 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241—244
- 35 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 四种荒漠植物气体交换特征的研究. 植物生态学报, 2002, 26(5): 605—612
- 36 苏培玺, 严巧婧, 张立新, 等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 西北植物学报, 2003, 23(1): 11—17
- 37 马全林, 王继和, 纪永福, 等. 固沙树种梭梭在不同水分梯度下的光合生理特征. 西北植物学报, 2003, 23(2): 2120—2126
- 38 Gong J R, Zhao A F, Huang Y M, et al. Water relations, gas exchange, photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China. Photosynthetica, 2006, 44(3): 355—364
- 39 江天然, 张立新, 毕玉蓉, 等. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响. 兰州大学学报(自然科学版), 2001, 37(6): 57—62
- 40 刘家琼, 蒲锦春, 刘新民. 中国沙漠中部地区主要不同类型植物的水分关系和旱生结构比较研究. 植物学报, 1987, 29(6): 662—667
- 41 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 多枝怪柳气体交换特性研究. 生态学报, 2003, 23(1): 180—187